

当归属及近缘小属的核型演化及地理分布研究*

潘泽惠 庄体德 姚欣梅 盛宁

(江苏省植物研究所, 南京 210014)

A STUDY ON KARYOTYPES AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF *ANGELICA* AND RELATED GENERA (UMBELLIFERAE) IN CHINA

Pan Ze-hui Zhuang Ti-de Yao Xin-mei Sheng Ning

(Jiangsu Institute of Botany, Nanjing 210014)

Abstract The present paper deals with the karyotype analysis of 12 species in *Angelica* and three related genera—*Czernaevia*, *Archangelica* and *Coelopleurum* from China. Ten karyotypes are reported for the first time. The parameters of chromosomes of 12 species are given in Table 1 and the karyotypes are shown in Plates 1, 2, 3. The karyotype formulae are as follows: *A. dailingensis* Z. H. Pan & T. D. Zhuang $2n=22=20m+2sm$ (SAT); *A. likiangensis* Wolff $2n=22=18m+4sm$; *A. nitida* Wolff $2n=22=14m+4sm+4sm$ (SAT); *A. silvestris* L. $2n=22=16m+4sm$ (SAT) + 2st (SAT); *A. decursiva* (Mig.) Fr. & Sav. $2n=22=16m+4sm+2sm$ (SAT); *A. tsinlingensis* K. T. Fu $2n=22=18m+4sm$; *A. apensis* Shan & Yuan $2n=22=14m+6sm+2st$ (SAT); *A. onosepala* Hand. -Mazz. $2n=4x=44=28m+12sm+4st$; *A. ternata* Rgl. & Schmalh. $2n=22=10m+8sm$ (SAT) + 4st (SAT); *Czernaevia laevigata* Turcz. $2n=22=14m+6sm+2sm$ (SAT); *Archangelica brevicaulis* (Rupr.) Rchb. $2n=22=8m+2m$ (SAT) + 4sm + 4sm (SAT) + 4st; *Coelopleurum saxatile* (Turcz.) Drude $2n=28=12m+6sm+10st$. The karyotypes of all the species belong to "2A" except those of *A. dailingensis* and *Coelopleurum saxatile*, which belong to "1A" and "2B" respectively. According to the karyotypic type and the presence or absence of subterminal chromosomes, the karyotypes of 9 species reported in the present paper and 11 species previously reported can be divided into 3 groups. The scatter diagram (Fig. 2) shows the karyotypic evolution of *Angelica* and related genera *Coelopleurum* with $n=14$ and karyotypic type "2B" is distinct from the related genera. Based on the fact that the kary-

* 国家自然科学基金资助项目。

安争夕、徐朗然和溥发鼎三位先生提供部分实验材料, 刘心恬同志参加部分实验工作, 特此致谢。

1993-04-10 收稿。

otypes are not obviously different among *Czernaevia*, *Archangelica* and *Angelica*, *Czernaevia* and *Archangelica* might better be merged in *Angelica* as sections.

Key words *Angelica*; *Czernaevia*; *Archangelica*; *Coelopleurum*; Karyotype; Geographical distribution; China

摘要 本文报道了当归属 *Angelica* 及 3 个近缘小属 12 种植物的核型, 其中 10 种为首次报道。带岭当归 *A. dailingensis* $2n=22=20m+2sm$ (SAT); 丽江当归 *A. likiangensis* $2n=22=18m+4sm$; 青海当归 *A. nitida* $2n=22=14m+4sm+4sm$ (SAT); 林当归 *A. silvestris* $2n=22=16m+4sm$ (SAT) + 2st (SAT); 紫花前胡 *A. decursiva* $2n=22=16m+4sm+2sm$ (SAT); 秦岭当归 *A. tsinlingensis* $2n=22=18m+4sm$; 阿坝当归 *A. apaensis* $2n=22=14m+6sm+2st$ (SAT); 隆萼当归 *A. oncosopala* $2n=4x=44=28m+12sm+4st$; 三小叶当归 *A. ternata* $2n=22=10m+8sm$ (SAT) + 4st (SAT); 柳叶芹 *Czernaevia laevigata* $2n=22=14m+6sm+2sm$ (SAT); 短茎古当归 *Archangelica brevicaulis* $2n=22=8m+2m$ (SAT) + 4sm + 4sm (SAT) + 4st; 高山芹 *Coelopleurum saxatile* $2n=28=12m+6sm+10st$ 。除带岭当归核型为 1A 型和高山芹为 2B 型外, 其余种类均为 2A 型。根据染色体长度比和平均臂比绘制了本次和我们过去已报道的当归属及近缘属 23 种植物的核型散点图。据核型类型和近端着丝点的有无, 把当归属 20 个种的核型分 3 组。并结合外部形态、花粉类型和地理分布, 探讨了各近缘属的系统演化关系。

关键词 当归属; 柳叶芹属; 古当归属; 高山芹属; 核型; 地理分布

当归属 *Angelica* 的范围和大小, 不同地区、不同的分类学家, 有着不同的分类处理。在亚洲地区, 《苏联植物志》、《日本植物志》和《中国植物志》的作者均采用小属概念, 从广义的当归属中分出若干个近缘小属, 即柳叶芹属、古当归属、高山芹属和山芹属。而北美和欧洲植物志的作者把这些小属均并入当归属, 显然, 这是大属、大种概念。Pimenov (1968) 根据性状相似性分析, 把苏联的当归及近缘属全部合并。Harborne 等 (1986)、陈晓亚等 (1988) 和秦慧贞等 (1984—1985) 根据化学和解剖学特征, 又支持近缘小属各自独立的观点。在此基础上, 本文拟从细胞学和地理分布角度来进一步探讨它们的分合和系统关系。

材 料 和 方 法

实验材料来源和凭证标本见表 1。实验方法与潘泽惠 (1985) 相同。核型分析的各参数选用 5 个中期分裂相计算得出。核型类型的划分按 Stebbins (1971) 的方法。核型演化散点图是用染色体长度比作纵坐标, 平均臂比作横坐标绘出。凭证玻片存本所形态室, 凭证标本存本所标本室 (NAS)。

观 察 结 果

12 种当归及近缘小属的核型组成见图版 1, 2, 3, 核型模式图见图 1。本次报道的 12 种及我们已报道的 11 种共计 23 种当归及近缘属植物的核型演化散点图见图 2。

1. 带岭当归: 核型公式 $2n=22=20m+2sm$ (SAT), 第 7 对近中部着丝点染色体具 1 枚随体。染色体组总长度为 $41.34 \mu m$, 绝对长度范围为 $2.95-4.83 \mu m$ 。染色体长度比为 1.64, 臂比平均值为 1.35, 无臂比大于 2 的染色体, 核型为很对称的 1A 型。

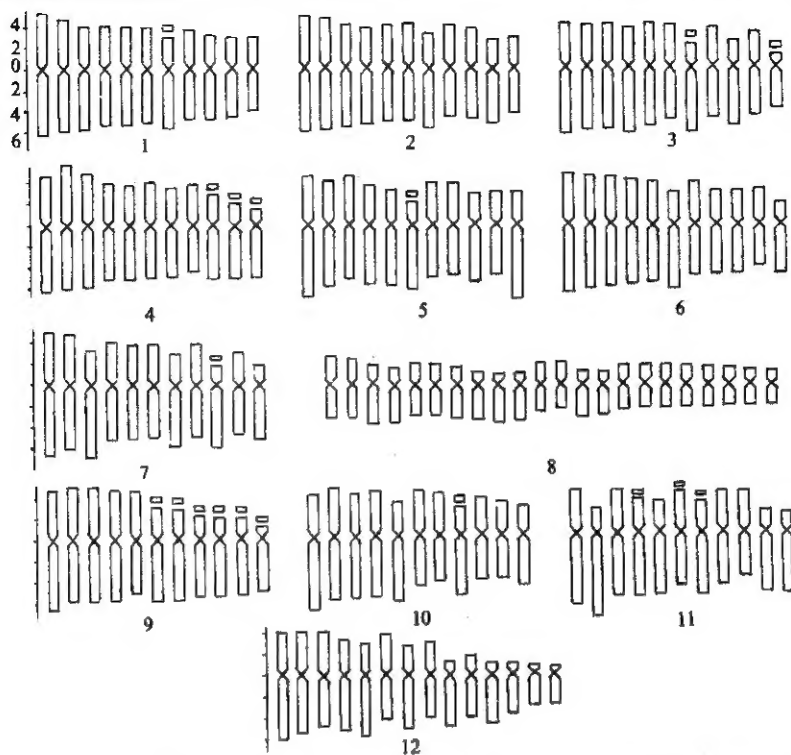


Fig. 1 Idiogram 1. *Angelica dailingensis* Z. H. Pan & T. D. Zhuang; 2. *A. likiangensis* Wolff; 3. *A. nitida* Wolff; 4. *A. silvestris* L.; 5. *A. decursiva* (Miq.) Fr. & Sav.; 6. *A. tsinlingensis* K. T. Fu; 7. *A. apuensis* Shan & Yuan; 8. *A. onosepala* Hand.-Mazz.; 9. *A. ternata* Rgl. & Schmalh.; 10. *Czernaevia laevigata* Turcz.; 11. *Archangelica brevicaulis* (Rupr.) Rechb.; 12. *Coelopleurum saxatile* (Turcz.) Drude

表 1 凭证标本

Table 1 Vouchers (preserved in NAS)

- (1) 带岭当归 *Angelica dailingensis* Z. H. Pan et T. U. Zhuang, Heilongjiang (黑龙江), Yichun Dailing (伊春带岭), Cult. in our Garden (栽培), 潘泽惠 8701.
- (2) 丽江当归 *A. likiangensis* Wolff, Yunnan (云南), Lijiang (丽江), 和炳先 85-10-1.
- (3) 青海当归 *A. nitida* Wolff, Sichuan (四川), Hongyuan (红原), 薄发鼎 1391.
- (4) 林当归 *A. silvestris* L., Xinjiang (新疆), Korla Bayangou (库尔勒巴音沟), 安争夕 2033.
- (5) 紫花前胡 *A. decursiva* (Miq.) Fr. et Sav., Jiangsu (江苏), Jiangpu (江浦), 刘心恬等 89075.
- (6) 秦岭当归 *A. tsinlingensis* K. T. Fu, Shaanxi (陕西), Mt. Huashan (华山), 刘心恬等 90110.
- (7) 阿坝当归 *A. apuensis* Shan et Yuan, Sichuan (四川), Lixian Mt. Zhegushan (理县鹧鸪山), 潘泽惠等 87048.
- (8) 隆寿当归 *A. onosepala* Hand.-Mazz., Yunnan (云南), Weixi (维西), 和炳先 87032.
- (9) 三小叶当归 *A. ternata* Rgl. et Schmalh., Xinjiang (新疆), Bulunkou (布伦口), 徐朗然 1372.
- (10) 柳叶芹 *Czernaevia laevigata* Turcz., Nei Mongol (内蒙古), Ergun Youqi (额尔古纳右旗), 刘心恬等 89004.
- (11) 短茎古当归 *Archangelica brevicaulis* (Rupr.) Rechb., Xinjiang (新疆), Urumqi Baiyangou (乌鲁木齐白杨沟), 安争夕等 9004.
- (12) 高山芹 *Coelopleurum saxatile* (Turcz.) Drude, Jilin (吉林), Mt. Changbaishan (长白山), 刘心恬等 89065.

2. 丽江当归: 核型为 $2n=22=18m+4sm$ 。染色体组总长度为 $52.84 \mu m$, 绝对长度范围为 $3.95-5.78 \mu m$ 。染色体长度比为 1.46, 臂比平均值为 1.41, 臂比大于 2 的染色体 1 对, 核型为 2A 型。

3. 青海当归: 核型公式 $2n=14m+4sm+4sm$ (SAT), 第 7 对和第 11 对近中部着丝点染色体各具 1 枚大型随体。染色体组总长度为 $43.16 \mu m$, 绝对长度为 $2.97-4.67 \mu m$ 。染色体长度比为 1.57, 臂比平均值为 1.76, 臂比大于 2 的染色体 3 对, 核型为 2A 型。

4. 林当归: 核型公式为 $2n=22=16m+4sm$ (SAT) + 2st (SAT), 第 9 和第 10 对

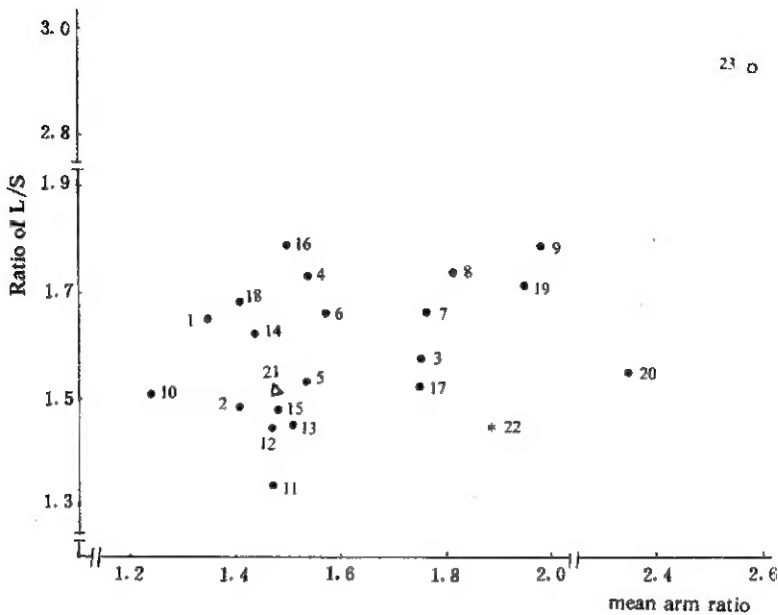


图2 当归属及近缘属种的核型演化散点图

1. 带岭当归 (1A); 2. 丽江当归 (2A); 3. 青海当归 (2A); 4. 林当归 (2A); 5. 紫花前胡 (2A); 6. 秦岭当归 (2A); 7. 阿坝当归 (2A); 8. 隆萼当归 (2A); 9. 三小叶当归 (2A); 10. 金山当归 (2A); 11. 拐芹 (2A); 12. 茂汶当归 (2A); 13. 四川当归 (2A); 14. 疏叶当归 (2A); 15. 重齿当归 (2A); 16. 城口当归 (2A); 17. 当归 (2A); 18. 骨缘当归 (2A); 19. 白芷 (2A); 20. 峨眉当归 (2A); 21. 柳叶芹 (2A); 22. 短茎古当归 (2A); 23. 高山芹 (2B)。

Fig. 2 Scatter diagram of karyotypic evolution of 23 species of *Angelica* and the related genera

1. *A. dailingensis* (1A); 2. *A. likiangensis* (2A); 3. *A. nitida* (2A); 4. *A. silvestris* (2A); 5. *A. decursiva* (2A); 6. *A. tsinlingensis* (2A); 7. *A. apaensis* (2A); 8. *A. onosepala* (2A); 9. *A. ternata* (2A); 10. *A. valida* (1A); 11. *A. polymorpha* (2A); 12. *A. maowensis* (2A); 13. *A. sichuanensis* (2A); 14. *A. laxifoliata* (2A); 15. *A. biserrata* (2A); 16. *A. dielsii* (2A); 17. *A. sinensis* (2A); 18. *A. cartilaginomarginata* (2A); 19. *A. dahurica* (2A); 20. *A. omeiensis* (2A); 21. *Czernaevia laevigata* (2A); 22. *Archangelica brevicaulis* (2A); 23. *Coelopleurum saxatile* (2B)

染色体具大型随体, 第11对具小型随体, 且这一对同源染色体异长, 出现明显的杂合现象。染色体组总长度 $71.85 \mu\text{m}$, 绝对长度范围为 $4.67-8.10 \mu\text{m}$ 。染色体长度比为 1.73, 臂比平均值为 1.53, 臂比大于 2 的染色体 2 对, 核型为 2A 型。

5. 紫花前胡: 核型为 $2n=22=16m+4sm+2sm$ (SAT), 第6对近中部着丝点染色体具1枚随体。染色体组总长度为 $39.15 \mu\text{m}$, 绝对长度范围为 $2.91-4.42 \mu\text{m}$ 。染色体长度比为 1.52, 臂比平均值 1.53, 臂比大于 2 的染色体 1 对, 核型为 2A 型。

6. 秦岭当归: 核型公式为 $2n=22=18m+4sm$ 。染色体组总长度为 $54.04 \mu\text{m}$, 绝对长度范围为 $3.68-6.09$ 。染色体长度比 1.65, 臂比平均值 1.58, 臂比大于 2 的染色体 2 对, 核型为 2A 型。

7. 阿坝当归: 核型为 $2n=22=14m+6sm+2st$ (SAT)。第9对近端着丝点染色体具1枚随体, 且这一对同源染色体有明显的杂合现象。染色体组总长度 $58.05 \mu\text{m}$, 绝对长度范围为 $4.11-6.80$ 。染色体长度比 1.65, 臂比平均值 1.76, 臂比大于 2 的染色体 3 对, 核型为 2A 型。

8. 隆萼当归: 核型为 $2n=44=28m+12sm+4st$ 。染色体组总长度 $66.35 \mu\text{m}$, 绝对长度范围 $2.25-3.90 \mu\text{m}$ 。染色体长度比为 1.73, 平均臂比 1.81, 臂比大于 2 的染色体

8 对,核型为 2A 型。

9. 三小叶当归:核型 $2n=22=10m+10sm(SAT)+2st(SAT)$,从第 6 对至第 11 对染色体均具大型随体。染色体组总长度为 $62.87\mu m$,绝对长度范围 $4-7.08\mu m$ 。染色体长度比 1.77,平均臂比 1.98,臂比大于 2 的染色体 4 对,核型为 2A 型。

10. 柳叶芹:核型为 $2n=22=14m+6sm+2sm(SAT)$ 。第 8 对近中部着丝点上具 1 枚随体。染色体组总长度为 $30.66\mu m$,绝对长度范围为 $2.25-3.40\mu m$ 。染色体长度比为 1.51,平均臂比为 1.49,臂比大于 2 的染色体 1 对,核型为 2A 型。

11. 短茎古当归:核型为 $2n=22=8m+2m(SAT)+4sm+4sm(SAT)+4st$,第 4、第 7 和第 11 对近中部和中部着丝点染色体具随体。染色体组总长度为 $46.85\mu m$,绝对长度范围为 $3.53-5.10\mu m$ 。染色体长度比为 1.44,平均臂比为 1.90,臂比大于 2 的染色体 4 对,核型为 2A 型。

12. 高山芹:核型为 $2n=28=12m+6sm+10st$ 。染色体组总长度为 $55.39\mu m$,绝对长度范围 $1.92-5.62\mu m$ 。染色体长度比为 2.92,平均臂比 2.57,臂比大于 2 的染色体 7 对,核型为 2B 型。

讨 论

1. 日本学者 Arano 和 Saito (1975) 用着丝点指数 (TC%) 划分染色体类型的方法报道了紫花前胡的核型,如统一用 Levan (1964) 的标准来划分,则其核型公式和本次报道的完全相同。这是继笔者 (1987) 报道之后,当归属的中、日共有种有着密切亲缘关系的又一例证。

阿坝当归由于其果实中油管未延伸到果体底部而明显代表着当归属和独活属 *Heraclium* 之间的过渡类型。在分布区内各居群间在果实大小、形状和油管在果体分布的深浅等方面均有较大的变异,表现在核型方面,第 9 对同源染色体不同程度地存在着染色体异常的杂合现象,这或许是该种类形态分化十分活跃的因素之一。

隆萼当归是当归属中分布区域窄、海拔最高的种类,分布于滇西北德钦、贡山和碧江海拔 3600—4300 m 的高山草地。从染色体的排列 (图版 2:6) 可以清楚看出这是一个 4 倍体植物。

《中国植物志》在处理这个 30 余种的属时未曾进一步分组。《苏联植物志》则合并一些近缘小属,在比较广义的属的概念上进行分组。作者根据核型类型及近端着丝点的有无,把 20 种当归属植物的核型分为 3 组,以期对当归属的系统分类提供细胞学依据。第 1 组核型为 1A 型,包括金山当归和带岭当归;第 2 组核型为 2A 型,不具近端着丝点染色体,有丽江当归、青海当归、紫花前胡、秦岭当归、城口当归、当归、疏叶当归、四川当归、茂汶当归和拐芹;第 3 组核型为 2A 型,具 1 对以上的近端着丝点染色体,有林当归、阿坝当归、隆萼当归、三小叶当归、骨缘当归、重齿毛当归、白芷和峨眉当归。

潘泽惠等 (1991) 已明确指出四川地区可能是当归属的原始中心和分化中心之一。同时指出东北地区存在较多近缘小属,是一个分化中心之一。从图 1 当归属 20 个种的核型散点图中,进一步证明了这一推断。其中,左下角演化较低的类群中,仅金山当归和带岭当归同具核型最为对称的 1A 型,分别代表着当归属两个中心——四川地区和东北地

区的原始类群。峨眉当归是沿着平均臂比迅速增加的方向,在原始中心演化最高的类群。分布于东北和华北地区的白芷及分布于新疆的三小叶当归则是沿着平均臂比和染色体长度比同时增加的方向,自原始中心向东北和西北方向扩散演化最高的种类。

2. 柳叶芹属的柳叶芹在核型演化上与当归属的部分种类处于较低的演化水平上,说明该属在当归属的近缘属中是较原始的类群。

3. 遵循五加科→伞形科的演化路线,由于古当归属的果实结构保留了一些五加科的特征,如中果皮较厚、棱内也具油管等特点,而被伞形科专家作为当归及近缘属中较为原始的属,其学名前缀“Arch——古”也证明了这种看法。从图 1,若仅以染色体长度比增加这条演化线看,古当归属的确应是最原始的属,但加上平均臂比增加这条演化线综合地来看,古当归属并不最原始,同时古当归属具有较为进化的超长方形花粉,也说明它在各近缘属中是保留了某些原始性状,较为特化的类群。

4. 高山芹属的高山芹沿着染色体长度比和平均臂比同时迅速增加的方向演化,其核型为 2B 型。目前国内外已报道的当归及近缘属的核型均为 A 型,且多为演化不高的 2A 型,这是其中核型唯一为 B 型的种,演化水平很高,也是前胡族中染色体基数唯一为 $n=14$ 的属。这与 Ditomaso (1981) 报道的基数相同。在 14 对染色体中,有 6 对短染色体,这或许是由 $n=11$ 的祖先类群,通过着丝点横裂的方式演化而来的种类。

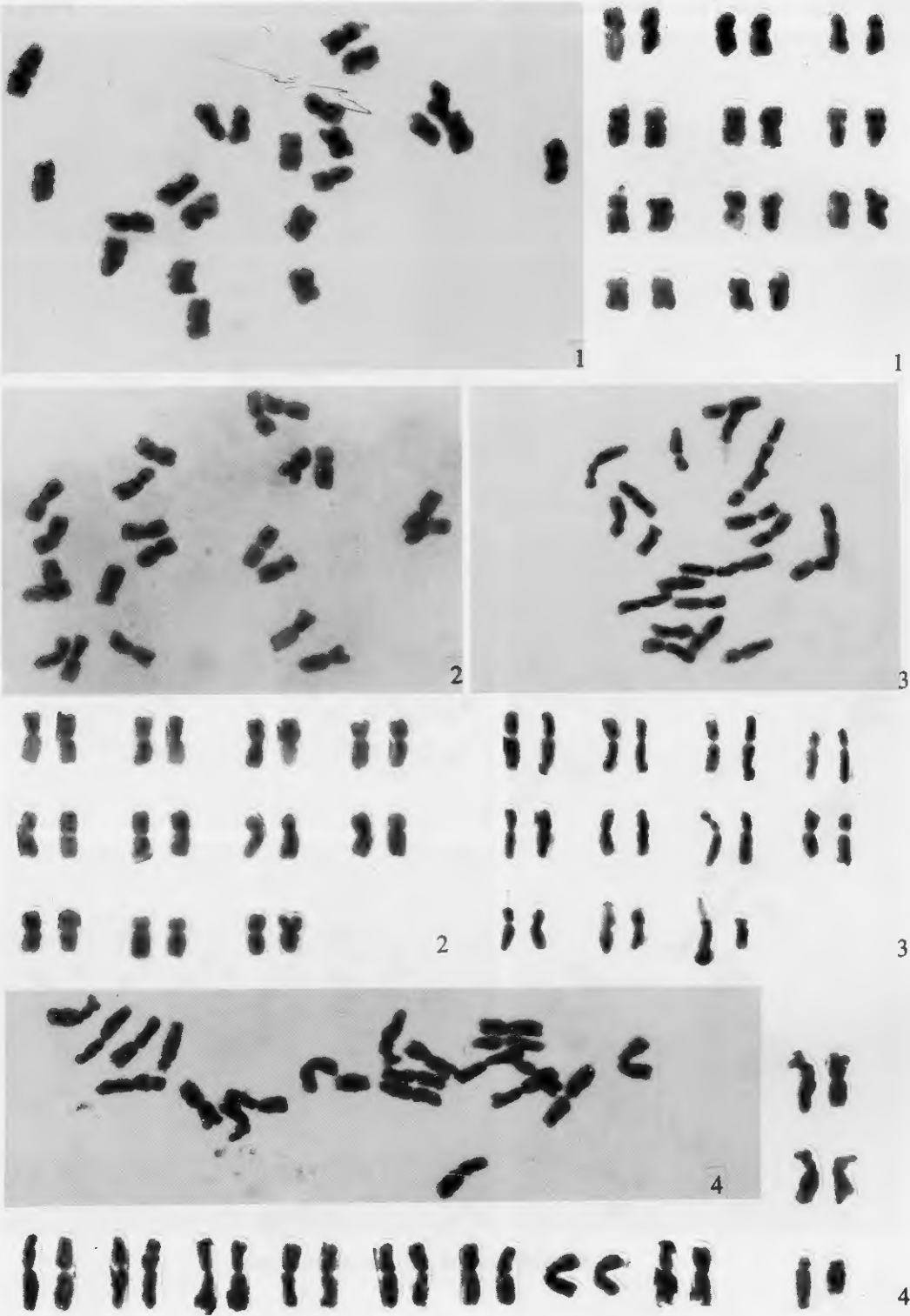
5. 从图 2 所示当归及其近缘属种的核型演化散点图可以看出,高山芹属的核型演化最高并且与其它各属的核型有着明显的界限,基数也不相同,是一个与近缘属区别显著的属。而柳叶芹属和古当归属的核型与当归属各种类无明显界限,虽在外部形态上有一定差异,似仍归并于当归属下作为“组”处理为宜。

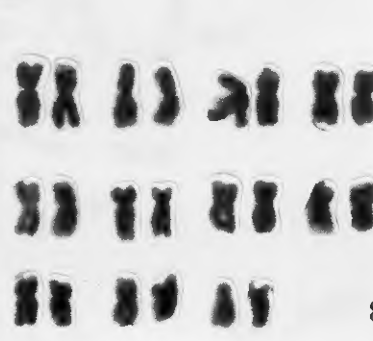
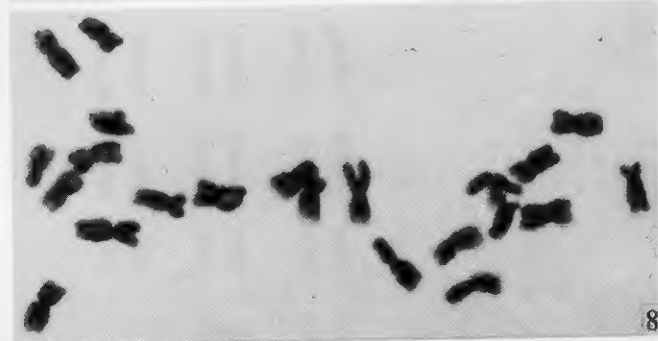
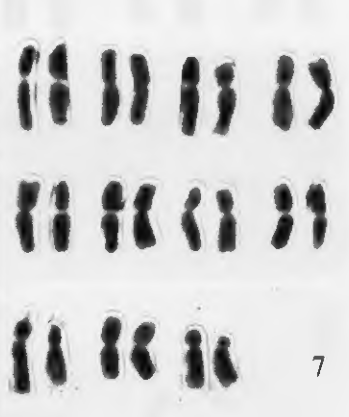
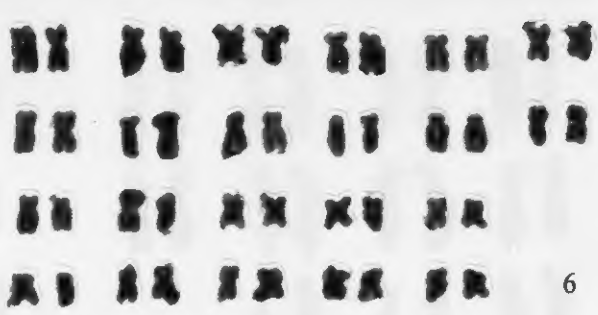
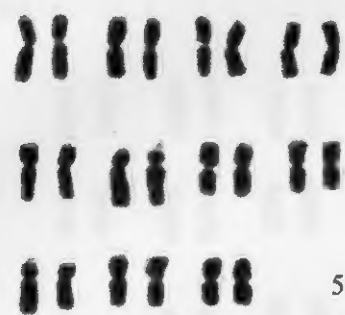
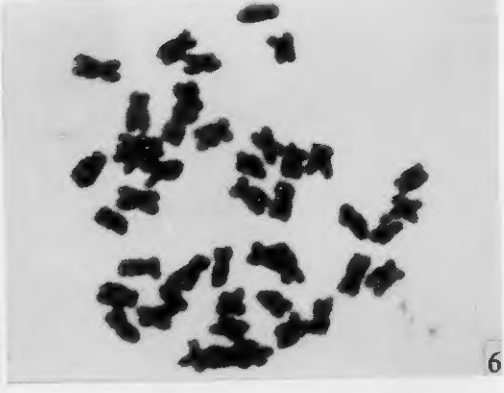
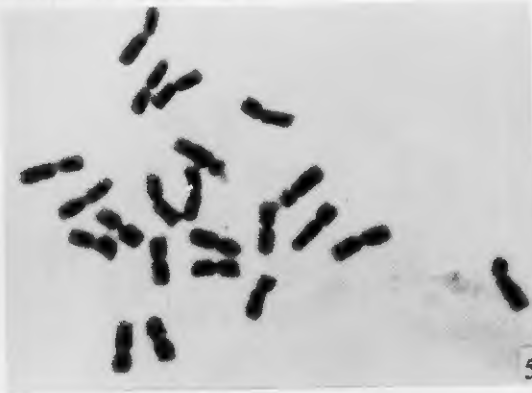
参 考 文 献

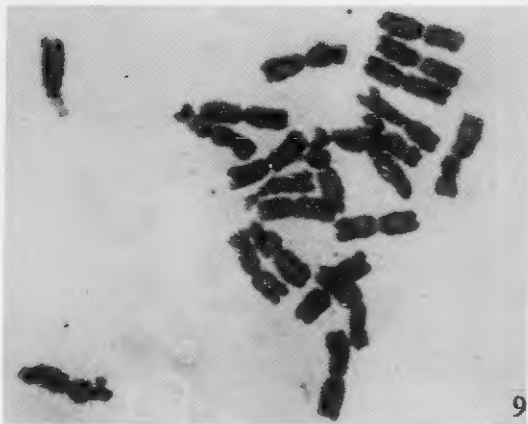
- 陈晓亚, V H 海吾德. 1988. 柳叶芹属系统分类学研究. 植物分类学报. 26 (1): 29—32
 单人骅, 余孟兰. 1992. 中国植物志第 55 卷第 3 分册. 北京: 科学出版社
 秦慧贞等. 1984—1985. 中国当归属及其邻近四属的果实比较解剖. 南京中山植物园研究论文集. 4—13
 潘泽惠等. 1985. 白芷的核型研究及其分类意义. 植物分类学报. 23 (3): 185—187
 潘泽惠等. 1991. 四川当归属八种植物的核型及地理分布研究. 植物分类学报. 29 (5): 431—438
 Arano H, Saito H. 1975. Cytological Studies in Family Umbelliferae I Karyotypes in *Angelica*. La Kromosomo. 2 (5): 146—157
 Harbone J B et al. 1986. Separation of *Ostericum* from *Angelica* on the basis of leaf and mericarp flavonoids. Biochemical Systematics and Ecology. 14 (1): 81—83
 Pan Ze-hui et al. 1987. On the karyotypes and relationships of 4 species of *Angelica* shared by China and Japan In: Hong D Y ed. Proc Sino-Jpn. Symposium Pl. Chromos. Plant Chromosome Research. Hiroshima: Nishiki Print Co. Ltd. 35—40
 Pimenov M G. 1968. Systematic grouping of species of *Angelica* L. occurring in the USSR. on the basis of coefficients of similarity. Byull Moskovsk Obse Ispyt Prin. Otd Biol. 73 (1): 124—139

图版说明 Explanation of Plates

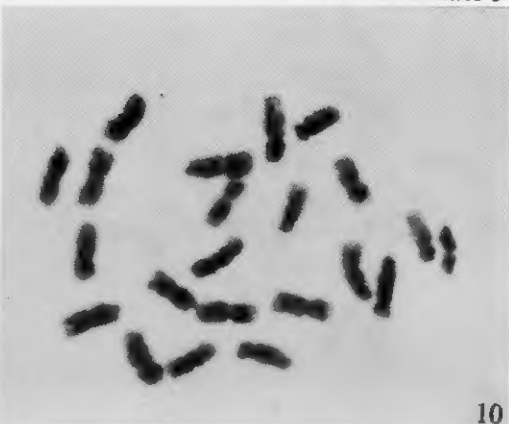
- Plate 1 1. *A. dailingensis* Z. H. Pan et T. D. Zhuang; 2. *A. likiangensis* Wolff; 3. *A. nitida* Wolff; 4. *A. silvestris* L.
 Plate 2 5. *A. decursiva* (Miq.) Fr et Sav.; 6. *A. onosepala* Hand.-Mazz. 7. *A. apaensis* Shan et Yuan; 8. *A. tsinlingensis* K. T. Fu.
 Plate 3 9. *A. ternata* Rgl. et Schmalh.; 10. *Archangelica brevicaulis* (Rupr.) Rechb.; 11. *Czernaevia laevigata* Turcz.; 12. *Coelopleurum saxatile* (Turcz.) Drude.



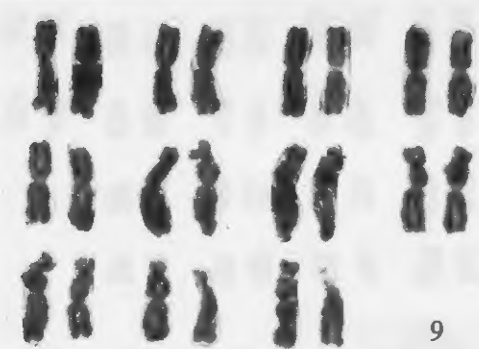




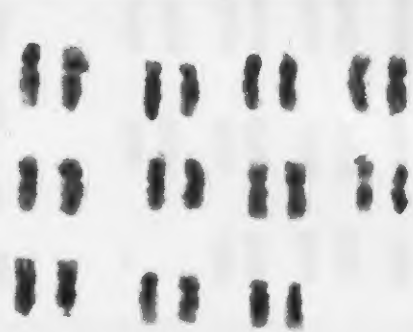
9



10



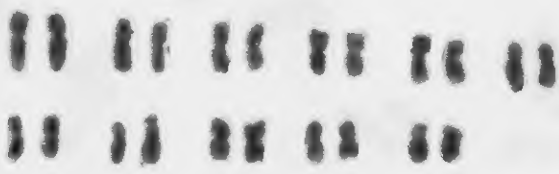
9



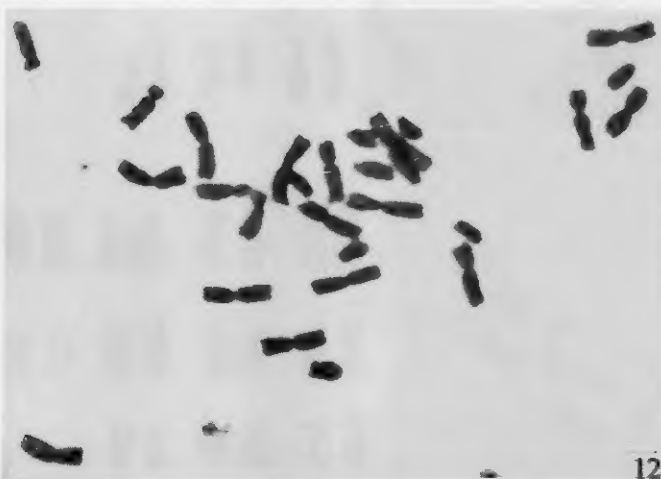
10



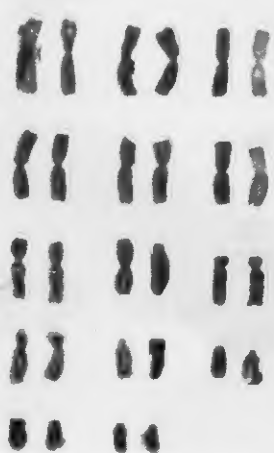
11



11



12



12

see explanation at the end of text